

ПАЛІНОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ДЕЯКИХ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ *BIGNONIACEAE* JUSS.

У статті досліджено пилкові зерна семи видів родів *Campsis*, *Catalpa*, *Incarvillea* та *Niedzwedzka* родини *Bignoniaceae*, для чого використовувалися світловий і сканувальний електронний мікроскопи. Пилкові зерна вивчених видів представлені у вигляді монад (*Campsis*, *Incarvillea* та *Niedzwedzka*) і тетрад (*Catalpa*). Пилкові зерна роду *Campsis* 3–4-борозні, *Incarvillea* та *Niedzwedzka* – 6–8-борозні, *Catalpa* – безапертурні, середніх і великих розмірів. Встановлено типи скульптури: дрібносітчастий, сітчастий, великосітчастий, перфоровано-шипикуватий. Діагностичними ознаками на родовому рівні є агрегатний стан, тип апертур, особливості скульптури та розміри пилкових зерен. Найбільш подібними за ознаками пилкових зерен є роди *Incarvillea* та *Niedzwedzka*. Діагностичними ознаками видового рівня роду *Catalpa* є характер скульптури і товщина екзину. Паліноморфологічні дані не суперечать правомірності віднесення роду *Catalpa* до триби *Catalpeae*, а родів *Campsis* та *Incarvillea* – до триби *Tecomeae* за результатами молекулярно-філогенетичних досліджень.

Ключові слова: пилкові зерна, морфологія, скульптура, систематика, *Bignoniaceae*, *Lamiales*.

Вступ

У світовій флорі родина *Bignoniaceae* Juss. за різними джерелами налічує від 82 до 109 родів та 750–809 видів [1–3]. Представники цієї родини – дерева, кущі, інколи ліани або трави – поширені переважно в тропіках і субтропіках земної кулі.

У «Флоре СССР» [4] наводиться чотири роди: *Campsis* Lour., *Catalpa* Scop., *Incarvillea* Juss. та *Niedzwedzka* B. Fedtsch. У «Флоре европейской части СССР» [5] – три роди: *Campsis*, *Paulownia* Sieb. et Zucc. та *Catalpa*. Ці рослини переважно представлено в культурі, лише роди *Incarvillea* та *Niedzwedzka* рідко трапляються на цій території в дикому стані [4]. В Україні також роди *Campsis* та *Catalpa* представлено в культурі, або ж інколи як здичавілі, переважно на півдні [6].

За системою А. Л. Тахтаджяна [2], родина *Bignoniaceae* належить до порядку *Lamiales*. У попередніх варіантах системи [7; 8] ця родина розглядалася в порядку *Scrophulariales*. У сучасних системах [3; 9–11], що ґрунтуються переважно на результатах молекулярно-філогенетичних досліджень, родина *Bignoniaceae* включається переважно до порядку *Lamiales*. Рід *Paulownia* відноситься до самостійної родини *Paulowniaceae* Nakai. За системою А. Л. Тахтаджяна [2], всі зазначені вище роди родини *Bignoniaceae* належать до триби *Tecomeae* Endl., а рід *Paulownia* віднесено до *Scrophulariaceae* Juss. За даними молекулярно-філогенетичних досліджень [3; 11–15], роди *Campsis* та *Incarvillea* вміщено до триби *Tecomeae*, а рід *Catalpa* – до триби *Catalpeae* DC. ex Meisn.

Паліноморфологічні особливості родини *Bignoniaceae* вивчали різні автори. Г. Ердтман (G. Erdtman) [16] дослідив морфологію пилкових зерен 25 видів з 20 родів *Bignoniaceae* під світловим мікроскопом і навів лише короткі відомості про пилки окремих видів.

В. В. Григор'єва та П. І. Токарев [17] дослідили пилкові зерна 22 видів роду *Tabebuia* Gomes ex DC. під світловим та сканувальним електронним мікроскопами. І. Фергюсон (I. Ferguson) та Т. Сантісюк (T. Santisuk) [18] вивчили морфологічні особливості пилкових зерен 23 видів з восьми родів родини *Bignoniaceae*.

Дж. Буурман (J. Buurman) [19] дослідив пилкові зерна представників 83 родів. Автором встановлено, що родина *Bignoniaceae* дуже різноманітна за будовою пилкових зерен. За результатами досліджень автор виділив сім палінотипів. А. Гентрі (A. Gentry) та А. Томб (A. Tomb) [20] вивчили пилкові зерна 151 виду з 80 родів родини *Bignoniaceae*. Було виділено 16 типів пилкових зерен за типом апертур та скульптурою поверхні.

Аналіз паліноморфологічної вивченості показав, що під світловим мікроскопом було досліджено пилкові зерна *Catalpa ovata*, під світловим і сканувальним мікроскопами – *C. speciosa*.

Метою нашої роботи є вивчення й уточнення паліноморфологічних особливостей представників родів *Campsis*, *Catalpa*, *Incarvillea*, *Niedzwedzka*, оцінка таксономічної значущості морфологічних ознак пилкових зерен і з'ясування можливості їхнього використання для розв'язання деяких питань систематики.

Матеріали та методи досліджень

Зразки пилоквих зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (KW). Для вивчення під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом [16]. Для дослідження морфології пилоквих зерен під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96 %-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою. Складаючи характеристики пилоквих зерен, використовували загальноприйняту термінологію [21–23]. Досліджено пилкові зерна шести видів, чотирьох родів родини *Bignoniaceae*.

Результати та їх обговорення

Наводимо характеристики пилоквих зерен вивчених видів.

Під *Catalpa Scop.*

C. bignonioides Walter (рис. 1, 1–3, 6; рис. 3, 1–4)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі або овальні тетради, 45,2–89,1 мкм у діаметрі. Екзина 2,4–4,0 мкм завтовшки. Покрив тонкий, у 2–2,5 раза тонший від стовпчиккового шару. Стовпчики чіткі, товсті, довгі, розташовані щільно та рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 0,4–1,1 мкм у діаметрі; стінки звивисті, 0,5–0,7 мкм завширшки.

Досліджений зразок: 1. Вінницька обл., м. Кам'янець-Подільський. Парк Заготзерно по вул. Петровського, № 71. 20 VI 1934. Ларина (KW). 2. Самарканд. обл., Джизакський и Ходжентський уезд (Голодная степь) г. Джизак. Городской сад. 9 V 1915. М. Д. Спиридонов. № 194 (KW).

C. ovata G. Don (рис. 1, 4, 5; рис. 3, 5, 6)

СМ. П. з. безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі або овальні тетради, 49,2–78,5 мкм у діаметрі. Екзина 2,4–2,7 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, тонкі, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, дрібносітчаста.

СЕМ. Скульптура дрібносітчаста. Комірки округлі або видовжені, 0,2–0,6 мкм у діаметрі; стінки 0,4–0,6 мкм завширшки.

Досліджений зразок: К. Б. сад [очевидно, Київський ботанічний сад?] 19 VI 1939 [Прізвисько колектора нерозбірливе] (KW).

C. speciosa (Warder ex Barney) Warder ex Engelm. (рис. 1, 7–9; рис. 3, 7, 8)

СМ. П. з. безапертурні, ареолятні, зібрані в округлі, округло-чотирикутні або овальні тетради,

51,9–82,5 мкм у діаметрі. Екзина 3,3–6,6 мкм завтовшки. Стовпчики чіткі, товсті, з округлими головками, розташовані рівномірно. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура великосітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 1,0–1,5 мкм у діаметрі; стінки звивисті, 0,6–0,7 мкм завширшки.

Досліджений зразок: Полтавська обл., м. Лубни, дослідна станція лікарських рослин, парк. 20 VI 1951. М. Котов, Є. Карнаух, Г. Кузнецов (KW).

Під *Campsis Lour.*

C. radicans (L.) Seem. (рис. 2, 1–3; рис. 3, 9–12)

СМ. П. з. 3-, 4-борозні, переважно сплющено-сфероїдальні, зрідка сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 3-, 4-лопатеві, з екватора еліптичні або майже округлі. Полярна вісь (п. в.) (29,3) 27,9–33,2 (34,6) мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 29,3–33,2 мкм. Борозни довгі, 5,3–6,6 мкм завширшки, з більшменш рівними, чіткими краями, звужуються до загострених кінців, борозні мембрани гладенькі з поперечними розривами, які часто заходять на міжапертурні ділянки. Ширина мезокольпіїв (18,6) 17,3–25,3 (26,6) мкм, діаметр апокольпіїв 4,0–6,6 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчикковому шару. Стовпчики чіткі, товсті. Скульптура чітка, сітчаста.

СЕМ. Скульптура сітчаста. Комірки округлі, округло-кутасті, видовжені, 0,4–0,8 мкм у діаметрі, на апокольпіїмах дрібніші; стінки 0,2–0,4 мкм завширшки. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. м. Ужгород, ботсад УДУ. 30 VII 1954. А. І. Барбарич, С. В. Гончаров, М. Я. Кукало (KW). 2. УРСР. Кіровоградська обл., Долинський р-н, Дендропарк Веселі Боковеньки. 27 VII 1950. Ф. Гринь (KW).

Під *Incarvillea Juss.*

In. olgae Regel (рис. 2, 4–6; рис. 3, 13–15)

СМ. П. з. 6–8-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 6–8-лопатеві, з екватора широко-еліптичні. П. в. 33,2–49,2 мкм, е. д. 31,9–51,9 мкм. Борозни короткі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними краями та притупленими або інколи загостреними кінцями, борозні мембрани зернисті. Екзина 1,3–2,7 мкм завтовшки. Покрив дорівнює стовпчикковому шару, стовпчики нечіткі, зрідка чіткі, короткі, розташовані рідко.

СЕМ. Скульптура шипикувато-перфорована. Борозні мембрани зернисті.

Досліджений зразок: 1. Tadshikistania. Vallis fl. Chingou apud Tavildara in glareosis. Leg.

N. Gonczarov, G. Grigorjev et V. Nikitin. 19 VIII 1932 (KW). 2. Таджикистан. Долина Кафернигана между кишл. Еврос и Сорбо. Мягкие наносы в нижней части склонов. 19 IX 1929. Ф. Н. Русанов (KW).

Рід *Niedzwedzkia* B. Fedtsch.

N. semiretschenskia B. Fedtsch. (рис. 2, 7–9; рис. 3, 16)

СМ. П. з. 6–8-борозні, сплющено-сфероїдальні, зрідка еліпсоїдальні за формою, в обрисах з полюса 6–8-лопатеві, з екватора – широкоеліптичні. П. в. 34,6–50,5 мкм, е. д. 33,2–54,5 мкм. Борозни короткі, 2,0–2,7 мкм завширшки, з нерівними краями та притупленими кінцями, борозни мембрани рідкозернисті. Екзина 1,3–2,4 мкм за-

втовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару, стовпчики нечіткі, тонкі, короткі, розташовані густо.

СЕМ. Скульптура шипикувато-перфорована. Борозни мембрани зернисті.

Досліджений зразок: Алма-Ата. Ботсад. 1 VI 1971. Б. В. Заверуха (KW).

Отримані нами дані показали, що пилкові зерна вивчених родів розрізняються за агрегатним станом: у родів *Campsis*, *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* – монади, а в роду *Catalpa* – тетради. Пилкові зерна належать до різних типів апертур: борозні у родів *Campsis*, *Incarvillea* і *Niedzwedzkia* та безапертурні у *Catalpa*. Також пилкові зерна борозного типу відрізняються за

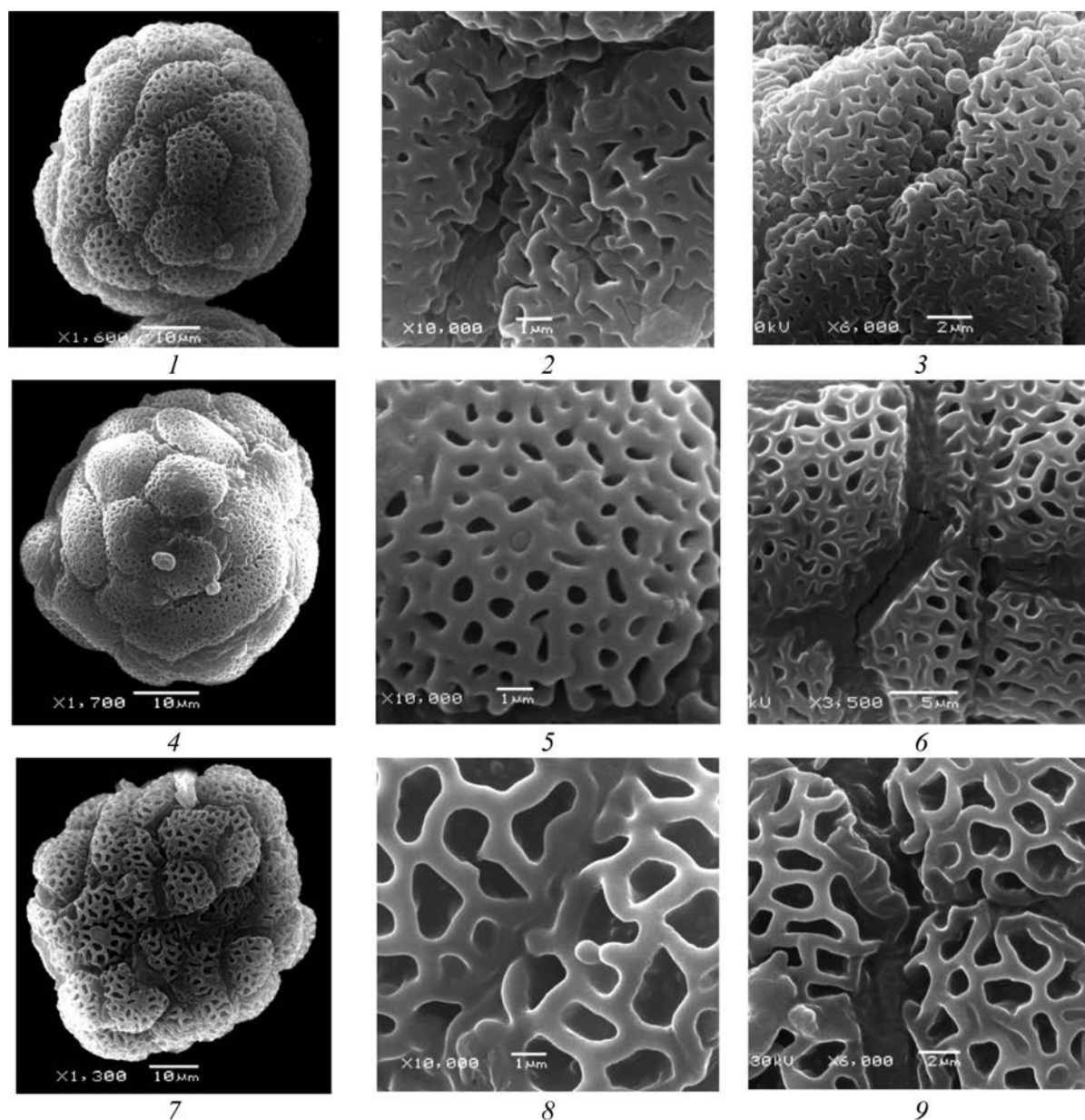


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Catalpa* (СЕМ): 1–3, 6 – *C. bignonioides*; 4, 5 – *C. ovata*; 7–9 – *C. speciosa*; 1, 4, 7 – загальний вигляд; скульптура: 2, 3, 6 – сітчаста; 5 – дрібносітчаста; 8, 9 – великосітчаста

кількістю борозен: 3–4-борозні у *Campsis* і 6–8-борозні у *Incarvillea* та *Niedzwedzkia*. Пилкові зерна середніх розмірів у *Campsis*, середніх і великих у *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* і великих у *Catalpa*. У пилкових зерен роду *Campsis* борозни довгі з гладенькими мембранами, у пилкових зерен представників родів *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* вони короткі із зернистими мембранами.

Скульптура поверхні у пилкових зерен роду *Campsis* сітчаста, у різних видів *Catalpa* – дрібносітчаста, сітчаста і великосітчаста, у *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* – шипикувато-перфорована. Пилкові зерна трьох досліджених видів роду *Catalpa* подібні за розмірами й відрізняються за товщиною екзини та скульптурою поверхні.

Найбільш подібні пилкові зерна видів *Incarvillea olgae* та *Niedzwedzkia semiretschenska*. Деякі автори [4] відзначали подібність *Niedzwedzkia semiretschenska* до *Incarvillea olgae* з одного боку, а з іншого – до представників родини *Pedaliaceae* Lindl. Отримані нами дані показали, що пилкові зерна *Sesamum indicum* L. родини *Pedaliaceae* відрізняються від таких *Incarvillea olgae* та *Niedzwedzkia semiretschenska* за кількістю борозен (у *Sesamum indicum* 12–14) та бордавчастою скульптурою поверхні (оригінальні дані). Таким чином, паліноморфологічні дані свідчать на користь віднесення роду *Niedzwedzkia* до родини *Bignoniaceae*, що також узгоджується з сучасними філогенетичними системами.

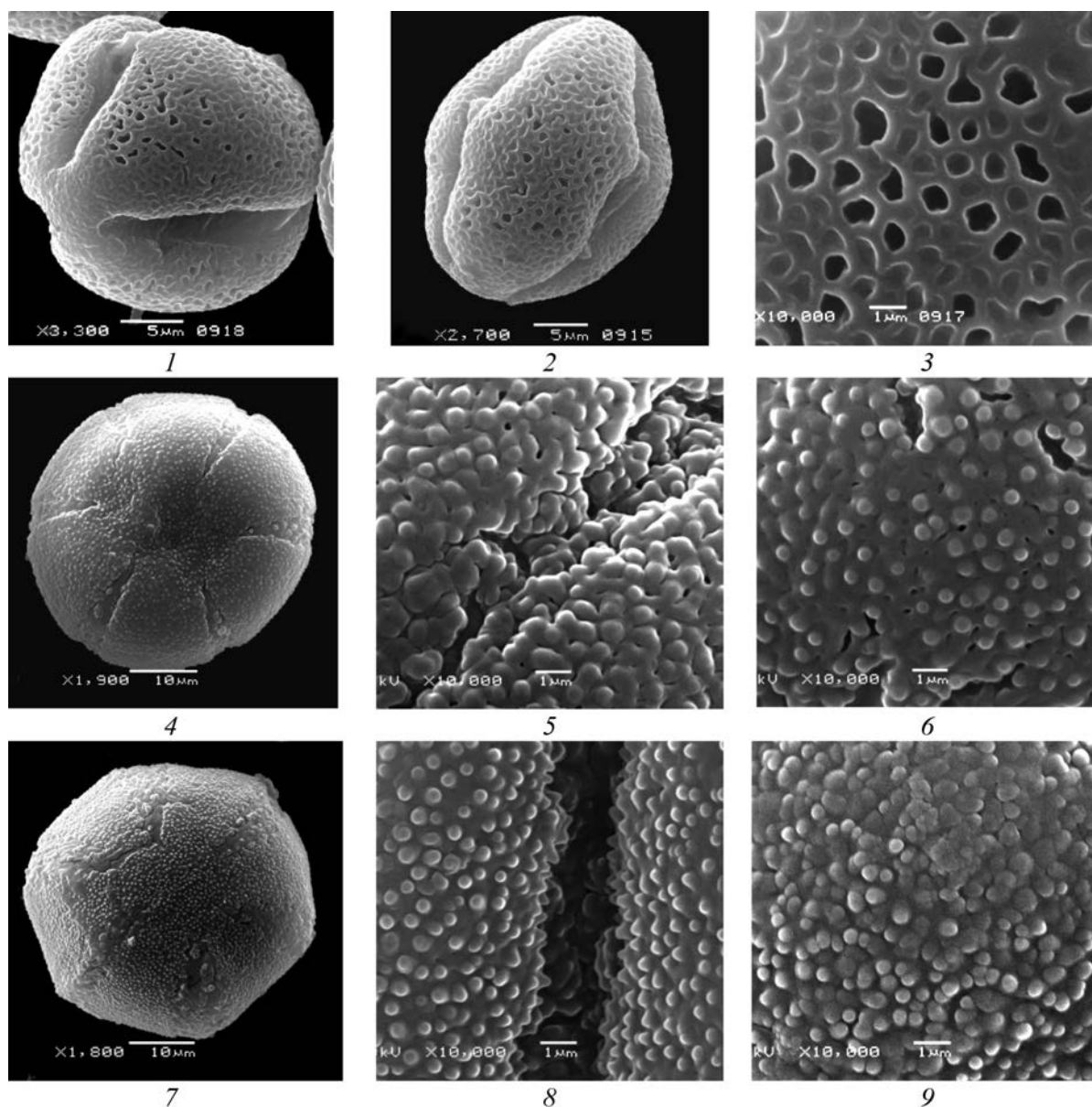


Рис. 2. Пилкові зерна родів *Campsis*, *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* (СЕМ): 1–3 – *C. radicans*; 4–6 – *In. oldae*; 7–9 – *N. semiretschenska*; 1 – вигляд з екватора і полюса; 2 – вигляд з екватора; 4, 7 – вигляд з полюса; скульптура: 3 – сітчаста; 5, 6, 8, 9 – шипикувато-перфорована

Пилкові зерна роду *Paulownia*, який деякі автори відносили до родини *Bignoniaceae*, відрізняються від таких у родів *Campsis*, *Catalpa*, *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* за розмірами, типом апертур і характером скульптури поверхні та апертурних мембран (оригінальні дані), що не суперечить правомірності віднесення роду *Paulownia* до родини *Paulowniaceae* за сучасними філогенетичними системами [3; 9–11].

Отримані нами палиноморфологічні дані узгоджуються з віднесенням роду *Catalpa* до триби *Catalpeae*, а родів *Campsis* та *Incarvillea* – до триби *Tecomeae* за молекулярно-філогенетичними даними [3, 9–11], а не до триби *Tecomeae*, як це було прийнято у системі А. Л. Тахтаджяна [2].

Висновки

На підставі порівняльного палиноморфологічного аналізу встановлено, що досліджені роди відрізняються за агрегатним станом пилкових зерен, розміром, типом апертур та характером скульптури. Пилкові зерна родів *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* подібні за типом апертур, розміром, формою, особливостями скульптури, що не суперечить правомірності віднесення роду *Niedzwedzkia* до родини *Bignoniaceae*. Роди *Catalpa*, *Campsis* та *Incarvillea* відрізняються за низкою палиноморфологічних ознак: *Catalpa* – тетради, безапертурні, *Campsis* та *Incarvillea* – монади, борозні, що підтверджує правомірність віднесення роду *Catalpa* до триби *Catalpeae*,

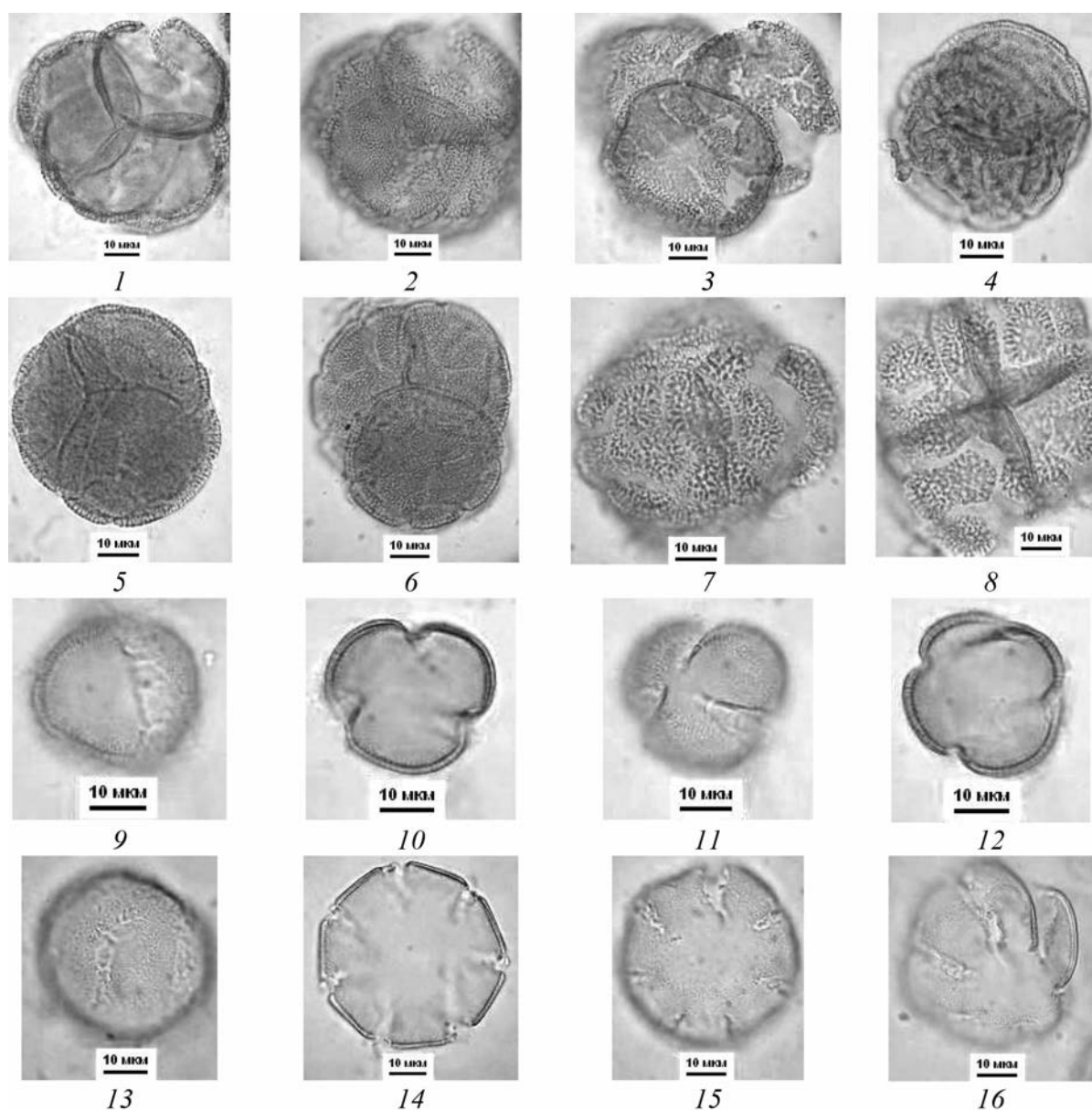


Рис. 3. Пилкові зерна родів *Catalpa*, *Campsis*, *Incarvillea* та *Niedzwedzkia* (СМ). 1–4 – *C. bignonioides*; 5, 6 – *C. ovata*; 7, 8 – *C. speciosa*; 9–12 – *C. radicans*; 13–15 – *In. olgae*; 16 – *N. semiretschenskia*; 1–8 – загальний вигляд, тетради; 9, 13 – вигляд з екватора; 10–12, 14–16 – вигляд з полюса

а родів *Campsis* та *Incarvillea* – до триби *Tecomeae* за молекулярно-філогенетичними даними.

Отримані дані будуть використані для подальшого порівняння пилкових зерен родини *Bignoniaceae* з такими близькоспоріднених родин порядку *Lamiales*.

Подяка

Автор висловлює щире вдячність чл.-кор. НАН України С. Л. Мосякіну (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України) за надання літературних джерел та консультації й обговорення різних аспектів цієї роботи.

Список літератури

1. Mabberley D. J. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. [ed. 2] / D. J. Mabberley. – Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1997. – 858 p.
2. Takhtajan A. Flowering Plants / A. Takhtajan. – Berlin etc. : Springer Verlag, 2009. – 871 p.
3. Olmstead R. A synoptical classification of the *Lamiales* [Electronic resource] / R. Olmstead (with the help of: D. Albach, B. Bremer, P. Cantino et al.) ; Version 2.4 (updated 26 July, 2012). – Mode of access: <http://depts.washington.edu/phylo/Classification.pdf>. – Title from the screen.
4. Василенко И. Т. Сем. Бигнониевые – *Bignoniaceae* Pers. / И. Т. Василенко // Флора СССР. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1958. – С. 1–11.
5. Барбарич А. И. Сем. *Bignoniaceae* Juss. – Бигнониевые / А. И. Барбарич // Флора европ. части СССР. – Л. : Наука, 1981. – Т. 5. – С. 311–315.
6. Мосякін С. Л. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі / С. Л. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70, № 3. – С. 289–307.
7. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.
8. Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants / A. L. Takhtajan. – New York : Columbia Univ. Press, 1997. – 663 p.
9. Angiosperm Phylogeny Group II (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. – 2003. – Vol. 141. – P. 399–436.
10. Angiosperm Phylogeny Group III (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. – 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.
11. Reveal J. L. An outline of a classification scheme for extant flowering plants / J. L. Reveal // Phytoneuron. – 2012. – 2012–2037. – P. 1–221.
12. Spangler R. E. Phylogenetic analysis of *Bignoniaceae* based on the cpDNA gene sequences *rbcL* and *ndhF* / R. E. Spangler, R. G. Olmstead // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1999. – Vol. 86, No. 1. – P. 33–46.
13. A molecular phylogeny and classification of *Bignoniaceae* / R. G. Olmstead, M. L. Zjnr, L. G. Lohmann et al. // Amer. J. Bot. – 2009. – Vol. 96, No. 9. – P. 1731–1743.
14. Olmstead R. G. Phylogeny and biogeography in *Solanaceae*, *Verbenaceae* and *Bignoniaceae*: a comparison of continental and inter continental diversification patterns / R. G. Olmstead // Bot. J. Linn. Soc. – 2013. – Vol. 171. – P. 80–102.
15. Li J. Phylogeny of *Catalpa* (*Bignoniaceae*) inferred from sequences of chloroplast *ndhF* and nuclear ribosomal DNA / J. Li // J. Syst. Evol. – 2008. – Vol. 46, No. 3. – P. 341–348.
16. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms / G. Erdtman. – Stockholm : Almqvist & Wiksell, 1952. – 539 p.
17. Григорьева В. В. Морфология пылцы рода *Tabebuia* Gomes ex A.P. De Candolle (*Bignoniaceae*) / В. В. Григорьева, П. И. Токарев // Палинология: теория и практика: мат-лы XI Всерос. палинологической конференции. – М., 2005. – С. 61–62.
18. Ferguson I. K. Notes on the pollen morphology of some Asiatic *Bignoniaceae* / I. K. Ferguson, T. Santisuk // Kew Bull. – 1973. – Vol. 28, No. 2. – P. 187–194.
19. Buurman J. Contribution to the pollen morphology of the *Bignoniaceae*, with special reference to the tricolpate type / J. Buurman // Pollen et Spores. – 1977. – Vol. 19, No. 4. – P. 447–519.
20. Gentry A. H. Taxonomic implications of *Bignoniaceae* palynology / A. H. Gentry, A. S. Tomb // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1979. – Vol. 66. – P. 756–777.
21. Куприянова Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР / Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. – Л. : Наука, 1972. – Т. 1. – 170 с.
22. Glossary of pollen and spore terminology / W. Punt, S. Blackmore, S. Nilsson et al. – Utrecht : LPP Foundation, 1994. – 71 p.
23. Токарев П. И. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен / П. И. Токарев. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2002. – 51 с.

Z. Tsybalyuk

POLLEN MORPHOLOGY OF SELECTED REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *BIGNONIACEAE* JUSS.

Pollen morphology of 6 species of the genera Campsis, Catalpa, Incarvillea and Niedzwedzkia (Bignoniaceae) were studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains are monads (Campsis, Incarvillea and Niedzwedzkia) and tetrads (Catalpa). Pollen grains in representatives of Campsis are 3–4-colpate, in Incarvillea and Niedzwedzkia – 6–8-colpate, and in Catalpa – inaperturate; medium to large-sized. Types of sculpture are identified: microreticulate, reticulate, macroreticulate, and spinulose-perforate. Diagnostic features at the genus level are the types of apertures, sculpture, and size of pollen grains. Genera Incarvillea and Niedzwedzkia are most closely related (or even congeneric) according to characteristics of their pollen grains. Diagnostic features at the level of species of Catalpa are the sculpture type and its details, and exine thickness. Palynomorphological data confirm the placement of Catalpa in the tribe Catalpeae, and genera Campsis and Incarvillea, to the tribe Tecomeae, as indicated by recent molecular phylogenetic studies.

Keywords: pollen grains, morphology, taxonomy, *Bignoniaceae*, *Lamiales*.

Матеріал надійшов 02.06.2014